云 南 植 物 研 究 1997; 19(4): 375～380
Acta Botanica Yunnanica

五福花科花部形态的变异式样及其系统学意义*

梁汉兴
(中国科学院昆明植物研究所，昆明 650204)

摘要 由于四福花 Tetradoxa 顶花、侧花均为典型的 4 数花，并被认为是科内最原始的属，因而长期以来关于五福花 Adoxa"总苞一萼"还是"萼一花冠"的争议得到了彻底解决。根据本研究，五福花顶花和侧花的变异率较五福花科另外 3 个分类群要高得多。五福花顶花和侧花的变异率分别为 20%和 36.1%。通过后位雄蕊的退化和两侧相邻花瓣的融合，雄蕊和花瓣从 6 数到 3 数的减少系列仅存在于五福花中。本文假设五福花科顶花和侧花的祖先型均起源于 2 数花。该科现存 3 属 4 种可能是从原始 2 数花通过复化（包括裂生）、减化（包括融合）的过程而发生的。
关键词 五福花科，花部形态，变异式样

VARIATION PARTERNS OF FLORAL MORPHOLOGY AND ITS SYSTEMATIC SIGNIFICENCE

Liang Hanxing
(*Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences,* Kunming 650204)

Abstract Accoding to its typical 4-merous flower, both terminal and lateral flower, *Tetradoxa* has been considered as the primitive genus in Adoxaceae. As a result, the long term contraversy about "involucre-calyx" or "calyx-carolla" in *Adoxa* was settled here. According to this study, the rates of variation flowers in *Adoxa moschatellina* are much higher than the other 2 genera including 3 species in Adoxaceae. The rates of variant flowers in *Adoxa moschatellina* are 20% in terminal flowers and 36.1% in lateral flowers. A reductive series by the reduction of posterior stamen and fusion of the adjacent carolla-lobes from 6-merous to 3-merous of carolla and stamen exists in *Adoxa* only. The ancester form of Adoxaceae with both terminal and lateral flower is suggeted to be 2-merous. At Present, 3 genera including 4 species in the family seem to have been derived from the original 2-merous flower by multiplication (including diversity), reduction (including fusion) of the flower parts.
Key words Adoxaceae, Floral morphology, variation pattern.

花部形态及其基数的变异性，过去一直是讨论五福花科起源、演化和系统位置的主要依据之一，也是持不同意见者争论的焦点。截至 1974 年 Fukuoka 提出五福花科 3 基数起源的新假说为止，所有前人的工作都仅只是面对一个单种属 *Adoxa*，因而问题难于得到解决。五福花科新属、新种发表以来，吴征镒

* 国家自然科学基金资助项目 9390010
1996-12-30 收稿，1997-03-12 接受发表

(1981) 首先论述了五福花科的起源和系统，认为四福花属 *Tetradoxa* 是该科原始类群的代表。Непомнящая (1987, 1984) 根据对五福花 *A. moschatellina* 在原苏联各地区不同居群中花基数及变异性统计，认为东方五福花 *A. orientalis* 的花基数最接近3基数起源的原始类群，把它放到了演化系统中最原始的位置上，而四福花则被认为是较进化的类群。

为深入研究五福花科3属4种的演化关系，作者曾对该科的染色体核型，花部维管系统作过全面比较(梁汉兴，1997，1993a，1986a，1986b)，本文将报道对花基数及各种畸变的统计分析结果，并探讨不同属、种的各种变异及其倾向，以及在演化上的过渡与联系。

1 观察结果

供试材料五福花科3属4种共579朵单花，其中四福花属四福花 *Tetradoxa omeiensis*10个花序53朵单花；五福花属五福花 *Adoxa moschatellina* 100个花序488朵单花；东方五福花 *Adoxa orientalis* 5个花序28朵单花；华福花属华福花 *Sinadoxa carydalifolia* 取自同一花序的4个簇生团伞花序，共20朵单花，以上材料均为随机取样。每一朵花的各轮花部数目均在实体解剖镜下逐一观察计数。部分变异花作了透明处理，方法见另文(梁汉兴，1997)。

1.1 五福花科3属4种花部的基本形式和变异率统计

表1 五福花科顶花的变异率

Table 1 The variation rates in terminal flowers in Adoxaceae

	Tetradoxax * *T. omeiensis*			*Adoxa* *A.moschatellina*			*A.orientalis*			*Sinadoxa* *S. corydalifolia*		
	基本形式	变异	总数	基本形式	变异	总数	基本形式	变异	总数	基本形式	变异	总数
	4,4,4,4 * *			2,4,4,4			2,4,4,2			3,4,4,1		
花数	10	0	10	80	20	100	5	0	5	4	0	4
%	100	0		80	20		100			100		
材料来源	四川峨眉山			辽宁西丰			黑龙江大兴安岭			青海昂欠		

* 在此统计外，印开蒲1995年5月在同地采集的30多份标本中发现花序的顶花为5，5，5，5。

* * 4，4，4，4为 $K_{(4)}$，$C_{(4)}$，$A_{(4)}$，$G_{(4)}$的缩写，下同。

表1统计表明4，4，4，4；2，4，4，4；2，4，4，2；3，4，4，1分别为四福花，五福花，东方五福花和华福花顶花基数的基本形式〔图1，花图式1～4〕。除五福花顶花变异率为20%外，其余3种的顶花花基数都很稳定。

表2 五福花科侧花的变异率

Table 2 The rates of variation in lateral flowers in Adoxaceae

	Tetradoxax *T. omeiensis*			*Adoxa* *A.moschatellina*			*A.orientalis*			*Sinadoxa* *S. corydalifolia*		
	基本形式	变异	总数	基本形式	变异	总数	基本形式	变异	总数	基本形式	变异	总数
	4,4,4,4 * *			3,5,5,5			3,6,6,3			2,3,3,1		
花数	41	2	43	285	103	388	22	1	23	15	1	16
%	95	5		63.9	36.1		96	4		93.4	6.6	
材料来源	四川峨眉山			辽宁西丰			黑龙江大兴安岭			青海昂欠		

五福花的20朵变异顶花中，各轮基数偏离基本形式2，4，4，4的共有10种不同组合。即：2，4，

4，5；2，4，4，3；2，4，4，2；2，5，4，4；2，5，5，5；2，4，6，3；2，2，4，1；3，4，4，4；3，4，3，3；1，4，4，5等，其中心皮增加一枚的3种组合共10朵花，占变异花总数的50%，心皮减少1～3枚的4种组合共5杂花，占25%，花瓣数偏离4的4个组合共5朵花，占25%，花萼和雄蕊偏离基本形式的各3朵花，各占变异花总数的15%。

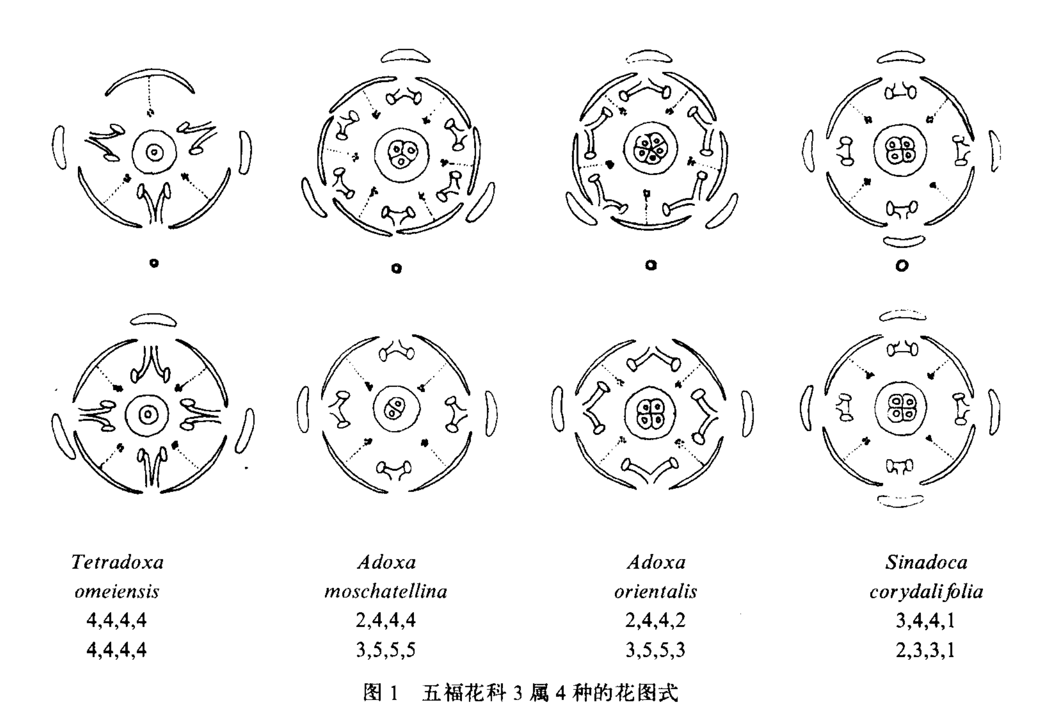


图1 五福花科3属4种的花图式

Fig. 1 The diagrams of 3 genera 4 species in Adoxaceae

表2统计表明4，4，4，4；3，5，5，5；3，6，6，3；2，3，3，1分别为四福花，五福花，东方五福花和华福花侧花花基数的基本形式（花图式5～8）。四福花变异率为5%。1995年印开蒲在同地采集的30多份标中发现一个花序的4朵侧花中仅一例为4，5，5，4，同样说明该属的变异率很低。东方五福花侧花花基数也很稳定，变异率为4%。华福花的变异幅度也不大，变异率为6.6%。与顶花相似五福花侧花的变异率在全科中也是最高的，388杂单花中，偏离基本形式的有103杂，占花总数的36.1%，包括25种不同的组合方式。即：3，5，4，5；3，5，5，4；3，4，4，5；3，4，4，4；3，5，4，4；3，6，6，6；3，6，6，5；3，6，4，5；3，5，5，6；3，5，5，3；3，5，4，3；3，5，0，5；3，5，3，5；3，5，3，4；3，4，4，3；3，4，3，5；3，3，5，5；3，3，0，2；2，5，5，6；2，5，5，5；2，5，4，5；2，4，4，4；1，4，4，4。其中雄蕊减少一枚的（3，5，4，5）出现22次，占变异花总数的21.3%，心皮减少一枚的（3，5，5,4）出现17次占16.5%，花瓣和雄蕊同时减少的（3，4，4，5）出现13次占12.6%，其余组合均在10%以下，多数为偶见。

1.2 五福花西丰居群100个花序花部变异的一些特点

1.2.1 顶花和侧花变异率比较 100个花序顶花共100朵。其中偏离五福花基本形式2，4，4，4的为20朵占总顶花数的20%，80%为正常；侧花388朵，其中偏离基本形式3555的为103朵，占总侧花数的36.1%，63.9%为正常。显然五福花顶花的变异率较侧花低。

1.2.2 侧花各轮花部变异率的比较 对103朵变异侧花的萼片、花瓣、雄蕊、心皮各轮基数的变异率进行统计。萼片数偏离3的仅8朵，占变异花总数的7.8%，花瓣数偏离5的有33朵；占变异花总数的

32%，雄世数偏离5的有75朵，占变异花总数的73.7%，心皮数偏离5的有41朵占变异花总数的40%。

1.2.3 发生变异的各轮花部数量变异特征 侧花中发生变异的各轮花部基数，从基本形 $K_{(3)}C_{(5)}A_{(5)}G_{(5)}$ 偏离向4数的占绝大多数。萼片发生变异的花8朵，其中从3偏离向4的7朵，占该轮变异花数的87.7%，花瓣数目发生变异的花33朵，其中从5偏离向4的22朵，占70%。雄蕊数目发生变异的花共60朵，其中从5偏离向4的60朵占该轮变异花总数的80%。心皮数目发生变异的花41朵，其中从5偏向4的35朵占该轮变异花总数的85.4%。各轮基数偏离向3或6的相对要少得多，其中花瓣为30%，雄蕊为18.4%，心皮为12.2%。除此之外的基数变异均为偶见。

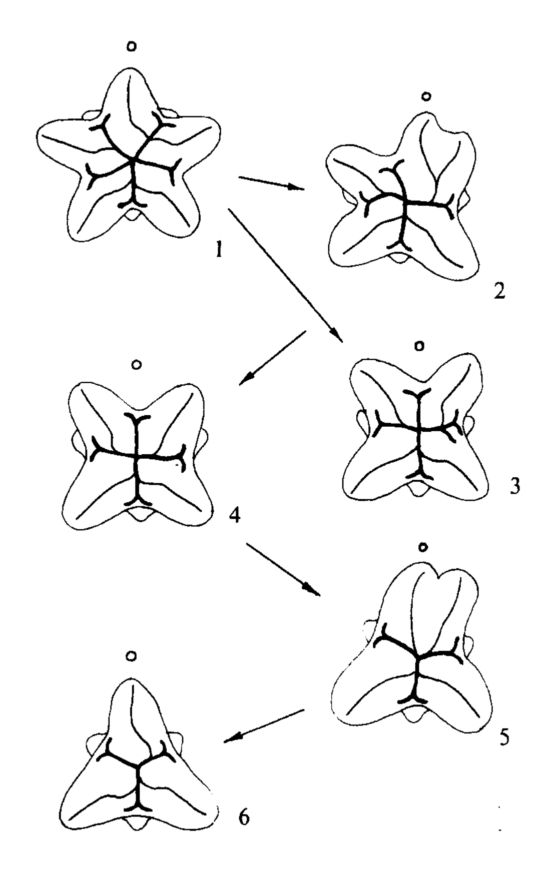


图2 五福花侧花花部的演化过程

Fig. 2 The process of reduction evolution of lateral flowers in Amoschatellina

1.3 五福花变异侧花花部维管系统的观察

通过对40多朵变异侧花透明标本的观察，证实了Fukuoka所看到的五福花花瓣和雄蕊从6数到5数的演化过程，是通过6数花后位正中一枚雄蕊的退化和两侧相邻花瓣的融合来完成的。同时本工作发现，具4枚花瓣和4枚雄蕊的侧花3，4，4，4或3，4，4，5）中，大多数花的花部维管系统如图2-4所示，其一枚前位雄蕊束与相邻2枚前位花瓣束基部融合形成一个较少变化的结构，后位正中有一独立雄蕊束，二后位的花瓣束分别与二侧位雄蕊束在基部融合。整个花部维管结构不同于四福花（4，4，4，4）的辐射对称而表现为左右对称的形式。这种结构是如何从5数花（图2-1）演变而来，又进一步减少化为3数花（图2-6）的呢？图2-2，图2-3和图2-4分别为3种过渡形式的4数花的维管系统。图2-2中，一枚后侧位（右，也可发生在左侧）花瓣浅裂，内部尚有两条未完全融合的花瓣束，联系两花瓣束的中间一枚雄蕊已经完全消失。图2-3中，后侧位（右，也可发现在左侧）花瓣、雄蕊复合束的前面尚残留着一段维管束，终止于花冠管基部，前端已无分叉。它很可能就是5数花中斜前方雄蕊束与侧位花瓣束融合而尚未完全退化的痕迹。它们暗示着5数花向4数演化的可能途径：5数花后位的两枚雄蕊之中，联合着两花瓣束的那一枚雄蕊（图2-1，后右侧）退化，相邻二花瓣融合，并伴随着两枚斜前方独立雄蕊向后方转移，其中之一靠拢邻近花瓣并与融合（图2-3，右）最后转变为4数花的形式（图2-4）。从4数花到3数花的演化方式与6数花向5数花的演化相同。如图2-5所示，其后位正中一枚雄蕊消失，两侧花瓣正在融合中，两条花瓣束还处于分离状态。全部融合完成后即转变成为一朵变异的3数花。

2 讨 论

（1）基于对五福花科 3 属 4 种花基数及其变异性的统计，本工作重新肯定了每个属种的基本形式，并以花图式表达。四福花顶花、侧花同型同数，花部整齐对称，为一种典型 4 数花的原始结构式样，而五福花属 2 种和花福花的顶花、侧花演化为异型异数，并由于各轮花部演化的方式和速率不一致，出现了相邻萼片之间存在两枚花瓣的特殊衍生结构式样。多年来以 Drude 为代表的“总苞一萼”假说与 Fukuoka 等主张的“萼一花冠”学说之争，因而得以彻底解决。

（2）关于五福花科花基数的起源问题。Mydler(1850)认为是起源于具 5 枚萼片 5 枚花瓣的祖先；Martinovsky(1931)则认为是起源于 2 基数的原始类群；Fukuoka 1974 年根据花的形态解剖学观察提出了 Adoxa 起源于 3 数花的新假说，但他仍把顶花视为 2 数花，3 基数起源的假说解释不了顶花的来源问题。四福花原始地位的确定暗示着五福花科 2 基数起源的可能性，作者以花基数的演化为主线，假设五福花科的顶花和侧花都是从 2 基数的原始祖先类型发生的。通过各轮花部的纵裂形成 4 数花，如现存的四福花那样，顶花和侧花同型同数，它代表着五福花科最原始的结构式样。四福花的花基数比较稳定，但也曾观察到极少数减化或复化的变异，因而推测原始 4 数五福花向五福花科其他结构式样的演化时也存在着减化（包括融合）、复化（包括裂生）的两种复杂错综的过程。原始 3 数五福花可能是由 4 数花 1 枚雄蕊退化，两侧花瓣融合为 1，同时伴随着萼片心皮的减化，如同四福花中出现过 3，3，3，3 的类型（梁汉兴，1986）。原始 6 数五福花可能由 3 数花的各轮花部纵裂产生，如同五福花中出现过 6，6，6，6 或 6，6，6, 3 的类型。在这样一些原始类群的基础上，分别演化出五福花科的现代属种。

（3）五福花科各属、种花基数变异特点主要表现为顶花的变异率要低于侧花，而且较多的保留了 2 基数（4 数花）的性状，是否与顶花先开以及顶花在花序上着生的位置有关有待进一步探讨。另一个比较突出的现象是五福花的变异率，无论是顶花还是侧花都显着高于其他种，这与该种自第四纪冰川之后的北迁及不断扩展在整个北温带的分布范围（梁汉兴等，1995），以及该种的染色体一直保持较低的倍性（2n＝36，少数 54）有关。而同属的东方五福花染色体高倍化（2n＝108），表明在系统发育上是较五福花晚近出现的种类，但是由于高倍化降低了进化的灵活度，其花基数保持了较多 3 数花的特征，表现出在遗传上较大的保守性。四福花花基数的稳定性则可理解为该种的孑遗性质所决定，它是祖先类型最适生境中的残有者，目前残存于横断山区海拔 2300 m 左右的亚热带针，阔叶混交林中，很可能与第三纪古热带高山亚热带的生境相似。

参 考 文 献

吴征镒. 1981，五福花科的另一新属，兼论本科的科下进化和系统位置. 云南植物研究，**3**(4): 383～388

梁汉兴. 1986a. 四福花染色体核型的分析. 云南植物研究，**8**(2):153～156

梁汉兴. 1986b. 四福花花部解剖及维管系统的研究. 云南植物研究，**8**(4): 436～440

梁汉兴. 1993a. 五福花科植物的染色体数目及其系统学意义. 云南植物研究，**15**(3): 260～262

梁汉兴. 1993b. 东方五福花的核型分析. 云南植物研究，**15**(4):395～398

梁汉兴，吴征镒，1995. 论五福花科的分类、进化与分布. 云南植物研究，**17**(4):380～3904

梁汉兴，1997. 五福花科花部维管结构的比较研究. 云南植物研究, **19**(3): 260～264

DRUDE O, 1884. über die verwandtschftlichen Beziehungen von *Adoxa* zu *Chrysosplenium* und *Panax* in Bot. Jahrb. **5**: 441～447.

Fukuaka N, 1974. Floral morphology of *Adoxa moschatellina. Acta Phytotax Geobot*, **26**(3～4): 65～76

MARTINOVSKY J O, 1931. Einige interessante Blatter−und blütenabnormitaten an *Adoxa moschatellina* L. in Osterr. *Bot Zeitschr,* **80**: 250～264

Непомнящая О А, 1984. СТРОЕНИЕ ЦВЕТКОВ И НАПРАВЛЕЧИЯ ИХ ЗВОЛЮЦИИ У БИДА РОДА ADOXA (ADOXACEAE). Бот. Журн. **69**(8): 1030～1039

Непомнящая О А, 1987. СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗРЫ И НОВЫЕ ТАКСНЫ. Бот. Журн. **72**(4): 87～91.

*   *   *   *   *   *   *   *   *   *